

Т.Н. САТАРОВА, В.Ю. ЧЕРЧЕЛЬ
Институт зернового хозяйства НААНУ, Днепропетровск
E-mail: satarova2008@yandex.ru

НАСЛЕДОВАНИЕ МАТРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ У КУКУРУЗЫ



Выявлены линии и гибриды кукурузы, обладающие повышенной частотой матроклинной гаплоидии. Показано, что степень озерненности початка при опылении маркерным генотипом, индуцирующим матроклинные гаплоиды, снижается более чем на 50%. Установлено, что в наследовании признака «частота матроклинной гаплоидии» ведущая роль принадлежит эффектам аддитивности. Генетический контроль «степени озерненности початка» основан на сверхдоминировании низкой озерненности. За увеличение обоих признаков отвечают рецессивные аллели. Изученные линии охарактеризованы по соотношению и направленности действия доминантных и рецессивных аллелей.

© Т.Н. САТАРОВА, В.Ю. ЧЕРЧЕЛЬ, 2010

Введение. Матроклинная гаплоидия представляет собой одну из форм апомиксиса, при которой новый организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки и является гаплоидным. У кукурузы это явление широко используется в селекционной практике для ускоренного получения гомозиготных линий. Впервые использовать в селекции явление женского партеногенеза, которое приводит к появлению матроклинных гаплоидов, предложил Chase [1]. Сое [2] и Kermicle [3] создали маркерные линии-опылители, которые позволяли выявлять гаплоиды в популяциях кукурузы и до некоторой степени стимулировали матроклинную гаплоидию. В последние годы появились данные, позволяющие предполагать, что при возникновении матроклинных гаплоидов линия-опылитель может вести себя по типу гаплопродюсера [4]. Интенсивно исследуются и обсуждаются молекулярно-биологические особенности индукции матроклинной гаплоидии у кукурузы и апомиксиса в целом [5].

Большинство известных на сегодняшний день маркерных линий — доноров пыльцы — несут доминантные гены окраски, хотя иногда используются и рецессивные маркеры, например линии, гомозиготные по рецессивному гену опушенности лигулы [6]. В настоящее время широко известен генотип Зародышевый маркер краснодарский-1 (ЗМК-1), созданный усилиями ученых Краснодарского института сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко. ЗМК-1 в популяциях кукурузы индуцирует гаплоиды с частотой до 13 % [7, 8]. Этот генотип несет доминантные гены окраски плюмулы зародыша и эндосперма в сине-фиолетовый цвет. Технология получения гомозиготных линий кукурузы на основе удвоенных матроклинных гаплоидов с использованием ЗМК-1, созданная Забировой с соавт. [7], позволяет получать гомозиготные линии этой культуры за 1–2 года вместо 5–7 лет при самоопылении, что значительно ускоряет селекционный процесс [9, 10]. Ведутся работы по селекции новых маркерных генотипов [11, 12]. Обсуждаются преимущества применения матроклинной гаплоидии в педигри и рекуррентной селекции [6, 13].

Способными образовывать матроклинные гаплоиды оказались многие генотипы кукурузы, хотя частота их образования зависит от генотипа материнского родителя. Одни исследователи считают, что к образованию матроклин-

Таблица 1
Частота матроклинной гаплоидии и степень озерненности початка у линий и гибридов диаллельной схемы, %

Генотип	Частота матроклинной гаплоидии	Степень озерненности початка
ДК276-1	6,45 ± 0,73	27,46 ± 2,73
ДК247	7,79 ± 1,23	22,93 ± 4,14
ДК293	8,07 ± 0,77	38,18 ± 3,47
ДК303/427	5,62 ± 0,71	42,60 ± 4,14
ДК205/710	0,59 ± 0,22	50,12 ± 4,39
ДК276-1 × ДК293	5,05 ± 0,77	17,94 ± 2,79
ДК293 × ДК276-1	7,00 ± 1,08	28,77 ± 3,07
ДК276-1 × ДК247	6,27 ± 1,03	22,86 ± 3,61
ДК247 × ДК276-1	5,67 ± 0,97	33,02 ± 3,53
ДК276-1 × ДК303/427	5,73 ± 1,04	28,71 ± 3,95
ДК303/427 × ДК276-1	6,58 ± 1,07	34,79 ± 4,37
ДК276-1 × ДК205/710	2,36 ± 0,63	13,01 ± 2,63
ДК205/710 × ДК276-1	3,30 ± 0,95	12,22 ± 2,14
ДК293 × ДК303/427	7,42 ± 0,76	47,35 ± 7,16
ДК303/427 × ДК293	7,71 ± 0,77	48,11 ± 5,48
ДК247 × ДК293	10,68 ± 0,89	33,26 ± 4,94
ДК293 × ДК247	11,12 ± 3,15	25,17 ± 3,59
ДК293 × ДК205/710	6,42 ± 0,92	26,13 ± 6,45
ДК205/710 × ДК293	6,65 ± 0,71	43,56 ± 4,95
ДК247 × ДК303/427	7,89 ± 0,78	36,98 ± 4,89
ДК303/427 × ДК247	8,46 ± 0,81	25,23 ± 4,49
ДК247 × ДК205/710	5,31 ± 0,65	37,64 ± 4,83
ДК205/710 × ДК247	5,72 ± 0,67	37,15 ± 4,70
ДК303/427 × ДК205/710	4,51 ± 0,61	42,19 ± 4,43
ДК205/710 × ДК303/427	6,83 ± 0,74	46,79 ± 4,96
	<i>r</i>	Критическое значение $r_{0,05}$
В целом по опыту	0,05	0,40
Для гибридов	0,33	0,44
Для линий	-0,78	0,90

Примечание. Данные представлены в виде $\bar{x} \pm m \cdot t_{0,05}$, где \bar{x} – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, $t_{0,05}$ – критерий Стьюдента при уровне значимости 0,05; r – коэффициент парной корреляции между частотой матроклинной гаплоидии и степенью озерненности початка.

ных гаплоидов больше склонны генотипы, относящиеся к плазме Lancaster [9], другие – к плазме Айодент [8].

Изучение характера генетического контроля способности к матроклинной гаплоидии является актуальным как для характеристики апомиксиса в целом у покрытосеменных, так и для прогнозирования состава синтетических по-

пуляций у кукурузы, которые будут использоваться как исходный материал в селекции высокопродуктивных линий на основе матроклинной гаплоидии. Наследственные особенности этого явления необходимо учитывать и при создании линий с высокой способностью к гаплоидии для использования в качестве тестеров в селекции маркерных генотипов. У кукурузы изучены особенности наследования индукции андрогенных гаплоидов в культуре пыльников *in vitro* [14], характер же наследования матроклинной гаплоидии ранее не изучался. В связи с этим целью настоящей работы был анализ наследования способности к матроклинной гаплоидии у кукурузы. Генетический анализ осуществляли в системе полных диаллельных скрещиваний по методу Науман (по [15]).

Материалы и методы. Диаллельная схема включала пять линий кукурузы (ДК276-1, ДК247, ДК293, ДК303/427, ДК205/710), их прямые и обратные гибриды, всего 25 генотипов. Выращивание растений проводили по методике полевого опыта [16]. Повторность опыта – четырехкратная, что обеспечивалось организацией генотипов диаллельной схемы в четыре блока.

Для получения матроклинных гаплоидов каждый из генотипов диаллельной схемы опыляли маркерным генотипом (ЗМК-1), любезно предоставленным селекционерами Краснодарского института сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко. Среди полученных зерновок отбирали зерновки с гаплоидным зародышем в соответствии с методикой Забириной и др. [7]. Для каждой из четырех повторностей по каждому генотипу анализировали 1000 зерен. Отобранные зерновки высевали весной следующего года в поле. Гаплоидные растения имели уменьшенные размеры и стерильную метелку. Частоту матроклинной гаплоидии рассчитывали как процентное отношение зерновок с маркированным эндоспермом и немаркированным зародышем, давших при выращивании в поле растения-гаплоиды, к общему числу проанализированных зерновок с маркированным эндоспермом.

По нашим наблюдениям при опылении различных популяций кукурузы пыльцой ЗМК-1 в сравнении со свободным опылением значи-

тельно уменьшается озерненность початка. Поэтому в настоящей работе у линий и гибридов диаллельной схемы проанализирован и такой признак, как «степень озерненности початка», который рассчитывали как процентное отношение среднего числа зерен на початок при опылении ЗМК-1 к среднему числу зерен на початке данного генотипа при свободном опылении. Для проведения генетического анализа данные были преобразованы с помощью $2\pi/180\arcsin\sqrt{\quad}$. При интерпретации результатов пользовались рекомендациями Мазера и др. [15], Федина и др. [17]. Статистическую обработку данных проводили по Лакину [18].

Результаты исследований и их обсуждение.

Средние значения изучаемых признаков для генотипов диаллельной схемы представлены в табл. 1. Наибольшей частотой матроклинной гаплоидии среди линий обладала ДК293, а среди гибридов – ДК293 × ДК247 и его обратная комбинация. Наибольшее снижение степени озерненности початка отмечено у ДК205/710 × ДК276–1, наименьшее – у ДК205/710. В целом степень озерненности початка при опылении ЗМК-1 в сравнении со свободным опылением была снижена до 12,22–50,12 %. Можно было бы предположить, что снижение способности завязывать семена при опылении ЗМК-1 связано со способностью этого генотипа индуцировать матроклинную гаплоидию. Однако в наших экспериментах коэффициенты парной корреляции между частотой матроклинной гаплоидии и степенью озерненности початка в целом по опыту, отдельно для гибридов и отдельно для линий были недостоверны, что не позволяет утверждать о существовании такой зависимости.

В нашей экспериментальной схеме родительские формы представлены линиями, которые длительное время самоопылялись, поэтому имели высокую степень гомозиготности. Наличие множественного аллелизма маловероятно. Данные о нарушении расхождения хромосом в мейозе отсутствуют. Для устранения некоторых различий, которые имели место между прямыми и обратными гибридами, в генетический анализ были включены их средние значения.

Для признака «частота матроклинной гаплоидии» коэффициент регрессии W_r/V_r сос-

Таблица 2
Дисперсионный анализ данных половины диаллельной таблицы

Компоненты генетической вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F _{факт}	F _{0,01}
Частота матроклинной гаплоидии					
<i>a</i>	0,6316	4	0,1579	65,93	4,22
<i>b</i>	0,1690	10	0,0169	7,04	3,17
<i>b</i> ₁	0,0373	1	0,0373	15,56	7,82
<i>b</i> ₂	0,1011	4	0,0253	10,55	4,22
<i>b</i> ₃	0,0306	5	0,0061	2,55	3,90
<i>Π</i>	0,0094	3	0,0031	1,31	4,72
<i>Πt</i>	0,0575	24	0,0024		
Степень озерненности початка					
<i>a</i>	1,2877	4	0,3219	19,05	4,22
<i>b</i>	2,9134	10	0,2913	17,24	3,17
<i>b</i> ₁	1,5816	1	1,5816	93,58	7,82
<i>b</i> ₂	0,6934	4	0,1734	10,26	4,22
<i>b</i> ₃	0,6384	5	0,1276	7,55	3,90
<i>Π</i>	0,0453	3	0,0151	0,89	4,72
<i>Πt</i>	0,4056	24	0,0169		

Таблица 3
Генетические параметры, характеризующие наследование частоты матроклинной гаплоидии и степени озерненности початка у кукурузы

Генетические параметры	Частота матроклинной гаплоидии	Степень озерненности початка
D	0,03 ± 9,54E-05	0,04 ± 0,0005
H ₁	0,02 ± 0,0003	0,23 ± 0,0012
H ₂	0,01 ± 0,0002	0,20 ± 0,0011
F	0,01 ± 0,0002	0,02 ± 0,0012
E	0,002 ± 3,89E-0,5	0,02 ± 0,0002
H ₁ /D	0,54	5,40
$\sqrt{H_1/D}$	0,73	2,32
$1/2 F/\sqrt{D(H_1 - H_2)}$	0,53	0,31
H ₂ /4H ₁	0,18	0,21
Наследуемость в широком смысле слова	0,85	0,82
Наследуемость в узком смысле слова	0,67	0,28

тавляет $b = 0,88 \pm 0,11$ ($t_b = 7,70$, $t_{1-b} = 1,03$, $t_{0,05} = 3,20$), а для признака «степень озерненности початка» – $b = 0,98 \pm 0,14$ ($t_b = 6,83$; $t_{1-b} = 0,16$; $t_{0,05} = 3,2$). Достоверность коэффициентов регрессии для двух признаков и их недостовер-

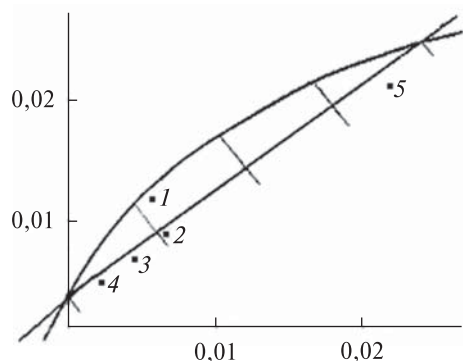


Рис. 1. График регрессии W_r/V_r (по вертикали/по горизонтали) для признака «частота матроклиных гаплоидов» у кукурузы: 1 – ДК276-1; 2 – ДК247; 3 – ДК293; 4 – ДК303/427; 5 – ДК205/710

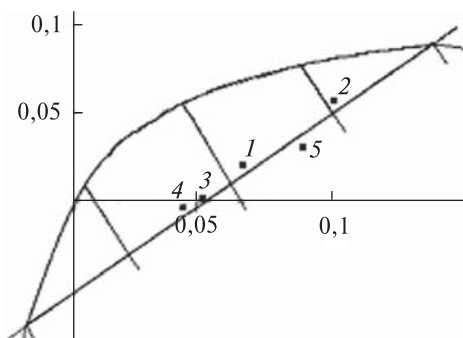


Рис. 2. График регрессии W_r/V_r (по вертикали/по горизонтали) для признака «степень озерненности початка» у кукурузы: 1 – ДК276-1; 2 – ДК247; 3 – ДК293; 4 – ДК303/427; 5 – ДК205/710

ное отклонение от единицы свидетельствует об отсутствии эффектов неаллельного взаимодействия и зависимого распределения генов у родительских форм. Следовательно, изучаемые признаки определяются аддитивно-доминантной генетической системой.

Результаты дисперсионного анализа половинной диаллельной таблицы и оценки генетических параметров представлены в табл. 2 и 3. Графики регрессии W_r/V_r (графики Хеймана) приведены на рис. 1 и 2.

Для обоих изученных признаков достоверность средних квадратов a и b свидетельствует о наличии аддитивности и доминирования. Достоверность b_1 говорит о том, что эффекты доминирования преимущественно однонаправлены. Достоверность b_2 показывает, что доминантные аллели неодинаково распределены

между линиями, значит средний квадрат a включает не только аддитивную вариацию, но и долю вариации, связанную с эффектами доминирования. Средний квадрат b_3 недостоверен для частоты матроклиной гаплоидии, т.е. не установлены специфические для каждого скрещивания доминантные эффекты, не связанные с b_1 и b_2 . Несущественность Π говорит о слабом влиянии внешней среды на развитие признаков. На графике Хеймана для «частоты матроклиной гаплоидии» (рис. 1) линия регрессии пересекает положительную часть оси W_r , следовательно средняя степень доминирования по всем локусам неполная, $H_1/D < 1$. Точки линий ДК276-1, ДК247, ДК293 и ДК303/427 расположены ближе к началу линии регрессии, у них преобладают доминантные гены (от 75 до 100 %), ответственные за уменьшение частоты матроклиной гаплоидии. Для линии ДК205/710 соотношение доминантных и рецессивных генов находится на уровне 25 : 75 %. Эта линия несет наибольшую долю рецессивных аллелей, которые определяют увеличение исследуемого признака, на что указывает расположение ее координатных точек на наиболее отдаленном участке регрессии. Для «степени озерненности початка» линия регрессии на графике W_r/V_r (рис. 2) пересекает отрицательную часть оси W_r , имеет место сверхдоминирование, $H_1/D > 1$. Доминантные аллели ответственны за уменьшение, а рецессивные аллели — за увеличение признака. У линий ДК293 и ДК303/427 соотношение между доминантными и рецессивными аллелями лежит в интервале 75 : 25 % – 50 : 50 %, у линии ДК276-1 – близко к 50 : 50 %, а у линий ДК205/710 и ДК247 приближается к 25 : 75 %.

Таким образом, для «частоты матроклиной гаплоидии» имеет место неполное доминирование ($H_1/D = 0,54$), в том числе и в отдельных локусах ($\sqrt{H_1/D} = 0,73$). Для «степени озерненности початка» проявляется сверхдоминирование ($\sqrt{H_1/D} = 5,4$), в том числе в каждом локусе ($\sqrt{H_1/D} = 2,3$).

Для изученных признаков величина $1/2 F / \sqrt{D(H_1 - H_2)}$ отличается от единицы, т.е. уровень доминирования изменяется в различных локусах. $H_1 \neq H_2$, следовательно, доминантные и рецессивные аллели неравномерно распре-

делены между родительскими линиями. Положительный знак F свидетельствует о превышении количества или эффектов доминантных аллелей над рецессивными в данном наборе линий и гибридов.

Для изученных признаков высокие значения наследуемости в широком смысле слова свидетельствуют о преобладающем влиянии генотипической вариации в развитии признаков. Значительная величина наследуемости в узком смысле слова для частоты матроклинной гаплоидии (0,67) подтверждает существенную роль аддитивных эффектов генов для указанного признака и позволяет сделать благоприятный прогноз в отношении селекции по фенотипу на повышенную частоту матроклинной гаплоидии. На определяющую роль эффектов доминирования в развитии признака «степень озерненности початка» указывает и значительная разница между наследуемостью в широком (0,82) и наследуемостью в узком (0,28) смысле слова.

Выводы. В результате проведенного исследования выявлены линии и гибриды кукурузы, обладающие повышенной частотой матроклинной гаплоидии. Показано, что степень озерненности початка при опылении маркерным генотипом ЗМК-1, индуцирующим матроклинные гаплоиды, снижается более чем на 50 %. При этом в настоящем исследовании не выявлено достоверной коррелятивной связи между частотой матроклинной гаплоидии и степенью озерненности початка. В генетическом контроле признака «частота матроклинной гаплоидии» ведущая роль принадлежит эффектам аддитивности, хотя определенное влияние оказывают и эффекты доминирования. Это позволяет сделать благоприятный прогноз в отношении селекции по фенотипу на повышение частоты матроклинной гаплоидии, например, при отборе тестеров для создания нового поколения маркерных генотипов. Несколько иной характер генетического контроля имеет признак «степень озерненности початка» при опылении маркерным генотипом ЗМК-1. В развитии этого признака ведущая роль принадлежит эффектам доминирования, причем наблюдается даже сверхдоминирование низкой озерненности. И для «частоты матроклинной гаплоидии», и для «степени озерненности по-

чатка» за уменьшение признака ответственны доминантные аллели, а за увеличение — рецессивные. Изучены соотношение и направленность действия доминантных и рецессивных аллелей у исследуемых линий.

T.N. Satarova, V.Yu. Cherchel

INHERITANCE OF MATROCLINAL HAPLOIDY IN MAIZE

Lines and hybrids of maize with higher frequency of matroclinal haploid production were revealed. It was shown that the degree of ear graininess after pollination by marker genotype inducing matroclinal haploids fell down on more than 50 %. It was established that in the inheritance of the character «frequency of matroclinal haploidy» the leading role belonged to additive effects. Genetic control of «degree of ear graininess» is founded on the dominance of low graininess. Recessive alleles are responsible for the increasing of both characters. The studied lines were characterized concerning to the ratio and the direction of action of dominant and recessive alleles.

T.M. Satarova, B.Yu. Cherchel

УСПАДКУВАННЯ МАТРОКЛІННОЇ ГАПЛОЇДІЇ У КУКУРУДЗИ

Виявлено лінії та гібриди кукурудзи, які володіють підвищеною частотою матроклінної гаплоїдії. Показано, що ступінь озерненості качана при запиленні маркерним генотипом, що індукує матроклінні гаплоїди, знижується більш ніж на 50 %. Встановлено, що в успадкуванні ознаки «частота матроклінної гаплоїдії» провідна роль належить ефектам адитивності. Генетичний контроль «ступеня озерненості качана» заснований на зверхдомінуванні низької озерненості. За збільшення обох ознак відповідають рецесивні алелі. Вивчені лінії охарактеризовано за співвідношенням і спрямованістю дії домінантних та рецесивних алелів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Chase S.S. Monoploids and monoploid derivatives of maize (*Zea mays* L.) // Bot. Rev. — 1969. — 35, № 2. — P. 117–168.
2. Coe E.H. A line of maize with high haploid frequency // Amer. Natur. — 1959. — 93. — P. 381–382.
3. Kermicle J.L. Androgenesis conditioned by a mutation in maize // Science. — 1969. — 166. — P. 1422–1424.
4. Zhang Z., Qiu F., Liu Y. et al. Chromosome elimination and in vivo haploid production induced by Stock 6-derived inducer line in maize (*Zea mays* L.) // Plant Cell Rep. — 2008. — 27, № 12. — P. 1851–1860.
5. Curtis M., Grossniklaus U. Molecular control of autonomous embryo and endosperm development // Sex Plant Rep. — 2008. — 21. — P. 79–88.

6. Gallais A., Bordes J. The use of doubled haploids in recurrent selection and hybrid development in maize // Crop Sci. – 2007. – 47. – P. 190–201.
7. Забірова Э.Р., Чумак М.В., Шацкая О.А., Шербак В.С. Технология массового ускоренного получения гомозиготных линий кукурузы // Кукуруза и сорго. – 1996. – № 4. – С. 17–19.
8. Забірова Э.Р., Шацкая О.А. Эффективность метода гаплоидии при создании элитных линий кукурузы // Генетика, селекция и технология возделывания кукурузы. – Майкоп : РИПО «Адыгея», 1999. – С. 219–226.
9. Дзубецкий Б.В., Черчель В.Ю., Сатарова Т.М. Прискорення отримання гомозиготних ліній кукурудзи методом генетичного маркування // Тавр. наук. вісн. – 2004. – Вип. 30. – С. 24–31.
10. Dzubetskiy B.V., Satarova T.N., Cherchel V.Yu., Klyavzo S.P. Electrophoretical analysis of progeny of maize matroclinal haploids // Maize Genet. Coop. Newsletter. – 2004. – 78. – P. 15–16.
11. Тырнов В.С., Завалишина А.Н. Индукция высокой частоты возникновения матроклинных гаплоидов у кукурузы // Докл. АН СССР. – 1984. – 276, № 3. – С. 735–748.
12. Сатарова Т.М., Черчель В.Ю., Струнін Д.Є. та ін. Характеристика маркерних генотипів кукурудзи за ідентифікацією гаплоїдів методом генетичного маркування // Зб. наук. пр. Уман. аграр. ун-ту. – 2008. – С. 374–380.
13. Wegenast T.C., Longin F.H., Utz H.F. et al. Hybrid maize breeding with doubled haploids. 4. Number versus size of crosses and importance of parental selection in two-stage selection of testcross performance // Theor. and Appl. Genet. – 2008. – 117, № 2. – P. 251–260.
14. Сатарова Т.Н. Генетический анализ кукурузы по способности к андрогенезу в системе диаллельных скрещиваний // Цитология и генетика. – 2002. – 36, № 4. – С. 49–52.
15. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М.: Мир, 1985. – 463 с.
16. Методические рекомендации по проведению опытов с кукурузой. – Днепропетровск : ВНИИ кукурузы, 1980. – 54 с.
17. Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа. – М.: Колос, 1980. – 207 с.
18. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

Поступила 13.04.09